菲氏叶猴与黑叶猴的下颌骨*

潘汝亮 彭燕章 叶智彰 王 红
（昆明动物研究所，灵长类生物学研究室）

摘 要

本文对15只菲氏叶猴和8只黑叶猴成年下颌骨作了功能形态学研究。在21项所分析的变量中，两种之间有4项达到显著性差异水平，而10项达到非常显著的差异水平。从所分析的结构看来，菲氏叶猴下臼齿及门齿的面积大于黑叶猴，而黑叶猴的咬肌附着部分（支高、颌高，支宽及髁头长）大于菲氏叶猴。这表现了黑叶猴比菲氏叶猴具更强的咀嚼能力。因而，可以推测在食物成分中，黑叶猴食坚果的比例要大于菲氏叶猴。

关键词：菲氏叶猴，黑叶猴，下颌骨，功能形态，多变量分析

灵长类下颌骨的形态、大小、变异等是分类和进化研究的重要性状。同时这些性状可反映动物的社会结构及其与食性之间的关系。（Wood, 1979; Smith, 1983 a, b; Swinder, 1982; Nass, 1981; Eaglen, 1984）。本文研究了两种叶猴下颌骨的差异性，并试图从功能和形态的关系出发，探讨它们在食性方面的差异。

一 材料和方法

材料：15个菲氏叶猴（*Presbytis phayrei*）2♂♂，10♀♀和3♀♀及7个黑叶猴（*Presbytis francoisi*）2♀♀，5♂♂成年头骨。

方法：门齿长、宽平行于齿槽测量（Wood, 1979）。下颌骨体的测量在M_1处进行（高：垂直于下颌底边至齿槽缘的直线距离；宽：M_1下缘齿槽水平面内、外侧宽），面积的计算＝高×宽×$\pi/4$（Chamberlain, *et al.*, 1985）。下颌骨体的粗壮度＝宽／高×100。支宽：平行于咬合面的支近中远侧长，支高：平行于咬合面至髁头的垂直距离（Smith, *et al.*, 1983a）。髁头面积＝长／2×宽／2×π（Smith, *et al.*, 1983a）。所测变量在下颌左则进行，单位为mm。在多变量分析中，使用了Q聚类和多维变量分析计算机程序。

---

* 国家自然科学基金资助项目。由王应祥、马世来先生提供标本，特此致谢。
本文1986年7月2日收到，1987年10月21日修回。

二 分析及讨论

在对下颌骨的21项变量分析中（见表1），达到显著差异的有4项。它们分别是M_1长，M_2长和M_2宽（菲氏叶猴大于黑叶猴）及犬齿长（黑叶猴大于菲氏叶猴）。达到

表1. 测量数据的平均值和标准差

Table 1. Mean and S.D for all measurements

	菲氏叶猴(*P. phayrei*)		黑叶猴(*P. francoisi*)		P
	$\overline{X}$	S.D	$\overline{X}$	S.D	
I_1 长	4.23	0.33	3.46	0.38	<0.01**
I_1 宽	2.73	0.34	2.72	0.36	>0.05
I_2 长	4.25	0.36	3.79	0.38	<0.01**
I_2 宽	2.75	0.27	3.05	0.25	>0.05
C 长	5.90	0.65	6.06	0.31	<0.05*
C 宽	4.38	0.65	4.59	0.42	>0.05
M_1 长	5.30	0.33	4.90	0.23	<0.05*
M_1 宽	5.23	0.22	5.05	0.15	>0.05
M_2 长	5.74	0.23	5.49	0.22	<0.05*
M_2 宽	5.82	0.25	5.56	0.16	<0.05*
M_3 长	8.00	0.76	8.06	0.29	>0.05
M_3 宽	5.55	0.23	5.65	0.24	>0.05
下颌宽	63.08	3.00	66.51	1.20	<0.01**
下颌长	68.6	4.21	71.78	3.43	>0.05
下颌高	34.04	2.44	43.71	4.26	<0.01**
下颌体高	16.77	1.53	19.45	1.54	<0.01**
下颌体宽	7.2	0.56	7.61	0.60	>0.05
下颌支高	13.12	2.30	16.70	3.35	<0.01**
下颌支宽	24.90	1.55	27.41	2.38	<0.01**
髁头长	4.78	0.39	5.00	0.65	>0.05
髁头宽	10.91	0.61	10.01	0.77	<0.01**

* 显著水平

** 非常显著水平

非常显著差异的有 8 项，它们分别是 I_1，I_2长，髁头宽（菲氏叶猴大于黑叶猴），下颌宽和高，下颌体高，下颌支宽和高（黑叶猴大于菲氏叶猴）。从总的情况来看，菲氏叶猴具有较大的门齿及臼齿，而黑叶猴的下颌支高、宽及下颌长比菲氏叶猴的大。这与黑叶猴具比菲氏叶猴更大的颅宽，两眶最大内、外侧壁宽，两颧弓间之宽度及颅高相对应。Swinder, *et al.*, (1982) 在分析旧大陆猴类的臼齿时指出"在旧大陆猴类，臼齿的大小顺序（MSS）依次为：$M_3>M_2>M_1$（包括：长度及宽度）无论在狒狒还是在疣猴类中极为普遍"。本文菲氏叶猴和黑叶猴的结果（见表 1）也有这种趋势。在原始阔鼻类中，MSS的顺序为$M_3>M_2>M_1$（Szalay, 1976）。因而，从旧大陆猴类来看，MSS仍然保持了原始的MSS。两种叶猴也不例外。

下颌的门齿，臼齿，下颌骨体面积和粗壮度，支高、支宽、髁头的面积等都与动物的食性相关（Smith *et al.*, 1983a, b; Chamberlain, *et al.*, 1985; Eaglen, 1984）。颞下颌部位既是咬肌附着点，也是一个咀嚼力的负担点，咀嚼能力及咬肌的发达程度直接与下颌支高、宽及髁头面积的大小紧密相连。而支高、宽与髁头面积之间是相互制约，互相促进的。在对所分析的变量进行逐步回归分析中，偏相关系数大于0.60（达到显著性相关水平），且与支宽有相关关系的有颌高和髁头面积。回归方程为：

支宽 = 0.12 × 髁头面积 + 0.13 × 颌高

在两种叶猴中，除菲氏叶猴的髁头面积比黑叶猴稍大一点外，黑叶猴的支高、宽，颌高、宽及下颌骨体的面积都显著地大于菲氏叶猴。其差异比较见图 1。

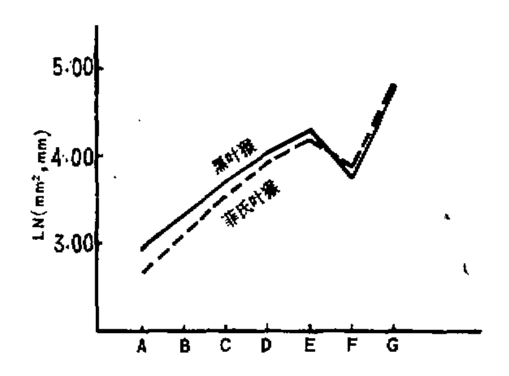


图1. 菲氏叶猴和黑叶猴与咀嚼能力紧密相关的变量经自然对数转换后的相互比较

A：支高，B：支宽，C：颌高，D：颌宽，E：颌长，F：髁头面积，G：下颌骨体面积。

Fig. 1 Comparison curve of variables (translated by logarithmic scale—LN) correlated tightly with the masticating capacity in *P. phayrei* and *P. francoisi*.

Note：A：ramus height, B：ramus breadth, C：mandibular height, D：mandibular breadth, E：mandibular length, F：area of the condyle, G：area of the corpus.

为更好地探讨两种叶猴的下颌骨与食性之间的关系，根据食性中所占食物主要成份的比例不同，表2列出了几种狭鼻类的髁头长、宽，支宽和门齿的测量数据。由于在灵长类中不同的食性与不同的下颌骨结构紧密相关。因此，通过Q聚类分析（见图2）表

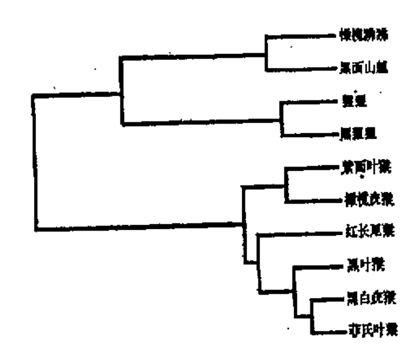


图2. 几种狭鼻灵长类的髁头（长、宽），支宽和下门齿长的Q类聚分析。

Fig. 2. Q Clusting analysis of condylus (length and breadth), ramus and mandibular incisor length in some catarrhines.

橄榄狒狒：*Papio anubis*；　黑面山魈：*Mandrillus leucophaeus*；　猩猩：*Pongo pygmaeus*；　黑猩猩：*Pan troglodytes*；　红长尾猴：*Erythrocebus patas*；　黑白疣猴：*Colobus guereza*；　橄榄疣猴：*Colobus verns*；　黑叶猴：*Presbytis francoisi*；　紫面叶猴：*Presbytis senex*；　菲氏叶猴：*Presbytis phayrei*.

表2.　几种狭鼻类不同食性的髁头，支宽及下门齿长的比较*

Table 2. Comparison of the condylar dimensions, ramus and mandibular incisor length for some catarrhine by the diet

种	名 Species	食性 diet	髁头 condylus 长 length	髁头 condylus 宽 breadth	支宽 ramus breadth	下门齿长 mandibular incisor length
橄榄狒狒	*Papio anubis*	F	7.98	16.75	38.20	15.20*
黑面山魈	*Mandrillus leucophaeus*	F	6.57	13.42	30.30	13.35*
猩　猩	*Pongo pygmaeus*	F	13.1	25.90	46.30	21.35*
黑猩猩	*Pan troglodytes*	F	10.56	22.03	42.00	21.35*
红长尾猴	*Erythrocebus patas*	L	5.84	9.30	24.20	10.55*
黑白疣猴	*Colobus guereza*	L	5.58	11.17	25.70	9.10*
橄榄疣猴	*Colobus verus*	L	4.55	8.65	18.70	7.30*
黑叶猴	*Presbytis francoisi*	L	5.00	10.01	27.41	7.43
紫面叶猴	*Presbytis senex*	L	4.28	10.08	22.00	8.45*
菲氏叶猴	*Presbytis phayrei*	L	4.78	10.91	24.90	8.48

*：引自smith等（1983a）

F：主食果类

L：主食叶类

明，在所分析的灵长类中，可依据所分析的变量分为两大类。即食果类和食叶类。而在食叶类中又可分为不同的小类。菲氏叶猴的下颌骨结构与黑白疣猴的最为接近，其次与黑叶猴较为接近。

何晓瑞等（1982）和黄进同等（1983）对菲氏叶猴和黑叶猴的生态及食性作过初步研究，但在食性上没有给予定量的分析，仅指出食物中含有主要部分的叶类和小部分果类。本文试图进一步地利用下颌骨的结构通过多维变量分析对两种叶猴的食性作一些推测（见图 3 a， b）。从俯视面（b）看，不同食性的灵长类较完整地区别开来。但必须指出的是，黑叶猴所在的位置与菲氏叶猴相比较更接近于 4 种食果性种类。在主视图（a）中，两大类的区分不很明显（高度）。但黑叶猴的高比菲氏叶猴更接近于黑面山魈、黑猩猩和橄榄狒狒。因此，无论从水平面还是从垂直面黑叶猴的下颌骨结构都比菲氏叶猴的更接近于食果性灵长类。

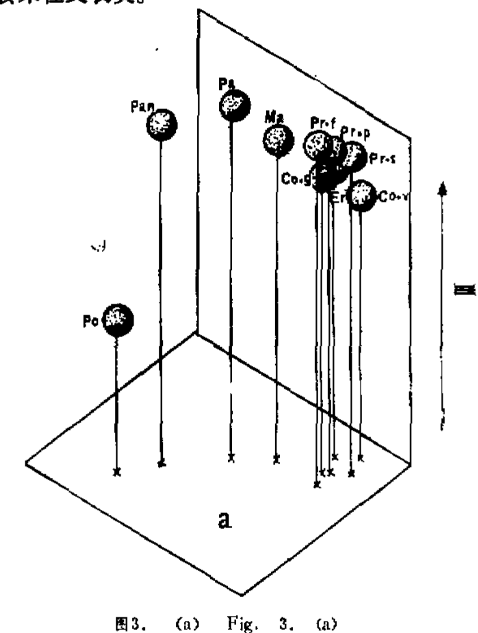


图3. (a)　Fig. 3. (a)

Po：猩猩，　Pan：黑猩猩，　Pa：橄榄狒狒，　Ma：黑面山魈，　Co.g：黑白疣猴，　Pr.p：菲氏叶猴，　Co.v：橄榄疣猴，　Er：红长尾猴，　Pr.f：黑叶猴，　Pr.s：紫面叶猴。

Po, *Pongo pygmaeus*,　Pan, *Pan troglodytes*,　Pa, *Papio anubis*.　Co.g, *Colobus geureza*,　Ma, *Mandrillus leucophaeus*,　Pr.p, *Presbytis phayrei*,　Co.v, *Clobus verus*,　Er, *Erythrocebus patas*,　Pr. f, *Presbytis francoisi*,　Pr.s, *Presbytis senex*.

根据上面的分析，我们推测，在果类成份中似乎黑叶猴所占比例要比菲氏叶猴的大。Smith（1983 b）认为，较强的咀嚼能力的出现伴随着下颌骨体面积的增大（在M_1处的横切面积，在文章中没有考虑骨质内的骨小梁厚度）。下颌骨体面积粗壮度（宽／

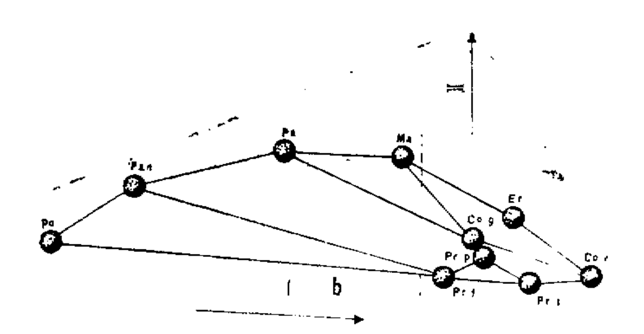


图3. (b) 几种狭鼻灵长类髁头（长、宽），支宽和下门齿长的多维变量分析。

Fig. 3(b). Multidimensional scaling (MDS) of condylus (length and breadth), ramus breadth and mandibular incisor length in some catarrhines

高×100）据生物力学的观点，垂直方向的咀嚼力是靠增加下颌骨体的高度与之相适应。而水平方向则取决于下颌骨体的宽度。这样，它们的大小关系到咬肌收缩时下颌的强硬程度及有效咀嚼能力。两种叶猴下颌骨体面积见图1，粗壮度与体高、宽的回归图见图4（a，b）。黑叶猴的回归直线在图4（a，b）中都位于菲氏叶猴的上方。换言之，黑叶猴的下颌骨体高，宽及面积都大于菲氏叶猴。这是黑叶猴比菲氏叶猴食较多坚硬食物（果子）的一种较好适应。

有的作者，如 Mchnry (1984) 认为：灵长类食较小的食物，如种子等可伴随着较大的臼齿出现。这是因为所食的种子及叶类食物由于其较小的体积和较硬的纤维质，每嚼磨一次所受破坏程度很小。又因在吞咽之前所有食物都要被其本身的水份或唾液所渗透，这样较干燥的种籽性食物比多汁的果实性食物渗透所需的时间较长，而这一过程的

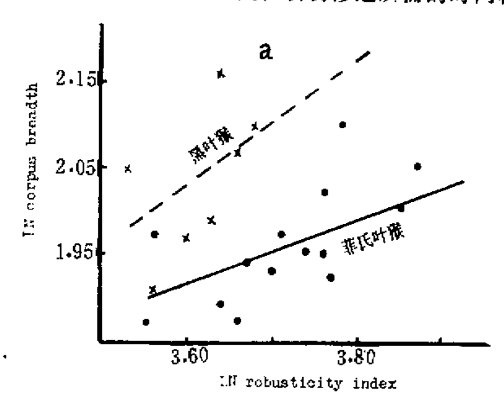


图4a. 两种叶猴下颌骨体粗壮度与宽度之间的自然对数回归图

Fig.4 a. Regression relationship between robusticity and corpus breadth in two leaf monkeys (data were translated by logarithmic scale—LN)

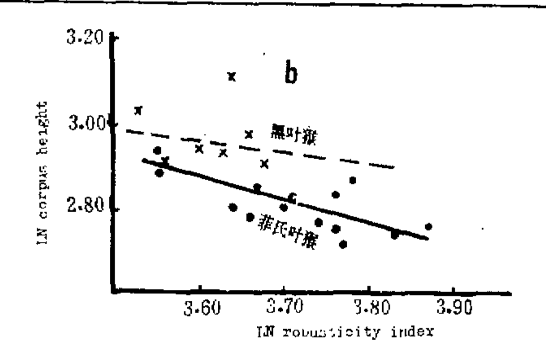


图4. 两种叶猴下颌骨体粗壮度与高度之间的自然对数回归图

Fig. 4. b. Regression relationship between robusticity and corpus height in two leaf monkeys (data were translated by logarithmic scale—LN)

完成除唾液腺外主要靠舌头的搅动和咬合面的嚼磨来完成。因此，咬合面积的大小直接关系到渗透所需的时间长短。如果食入相同体积的食物，个体较大者（果实）很易被咬碎，同时每嚼磨一次所产生的新体积大于较小种籽类和叶类食物所产生的新体积（Demes, 1986）。这就是说，较大的果实类物质自食入至吞咽所需的嚼磨频次和所用时间都少于较小的种籽类和较多纤维质的叶类物质所需的嚼磨频次和所用的时间因此，颊齿面积（嚼磨所需的有效面积）在食较多种籽和叶子的种类中得到了很好的发展。在本文中，菲氏叶猴的下臼齿面积（M_1，M_2，M_3）分别大于黑叶猴。这一结果也支持了上述的推测。

三　小　结

经过对菲氏叶猴和黑叶猴下颌骨的一些变量分析表明：

1. 在21项变量分析中，达到显著性差异的有4项，它们分别是M_1，M_2长，M_2宽（菲氏叶猴大于黑叶猴）及犬齿长（黑叶猴大于菲氏叶猴）。达到非常显著性差异的有8项。它们分别是I_1，I_2长，髁头宽（菲氏叶猴大于黑叶猴），下颌高、宽，下颌骨体高，下颌支高、宽（黑叶猴大于菲氏叶猴）。

2. 根据下颌臼齿的大小顺序，除菲氏叶猴的M_2比M_3宽外，基本上保持了旧大陆猴的顺序，即$M_3>M_2>M_1$。

3. 通过多变量分析及对有关的下颌骨结构研究表明，黑叶猴比菲氏叶猴具较强的咀嚼能力，也就是说在食物成份比例方面，黑叶猴似乎比菲氏叶猴摄取更多的硬果，而菲氏叶猴则比黑叶猴摄取了较多的种籽和叶类。

参 考 文 献

何晓瑞，杨德华 1982年 我国菲氏叶猴生物学的初步研究 动物学研究 3（3）:349—253。

黄进同等 1983 黑叶猴的生态。野生动物1:11—13。

Chamberlain, A. T. and B. A. Wood. 1985 A reappraisal of variation in hominid mandibular corpus dimensions. Amer. J. Phys. Anthropol. 66(4) : 399—405.

Eaglen, R. H. 1984 Incisor size and diet revisited : the view from a platyrrhine perspective Amer. J. Phys. Anthropol. 64(3) : 263—275.

Mchmery, H. M. 1984 Relative cheek-tooth size in Australopithecus. Amer. J. Phys Anthropol 64(3) : 297—306.

Smith, R. J. *et al.*, 1983a Size and shape of the mandibular condyle in Primates. J. Morphol. 177 : 59—68.

Smith, S. T. *et al.*, 1983b The mandibular corpus of female Primates : taxonomic, dietary and allometric correlation of interspecific variation in size and shape. Amer. J. Phys. Anthropol. 61 : 325—330.

Swinder, D. R. 1982 The Molar size sequence in Old World monkeys. Folia Primatol. 39 : 201—212.

Wood, B. D. 1979 An analysis of tooth and body size relationship in five primate taxa. Folia Primatol. 31 : 187—211.

Szalay, F. S. 1976 Systemtics of the Omonyidae (Tarsiiformes) primates, taxonomy, phylogeny, and adaptation. *Bull.* Amer. Mus. Nat. Hist. 156 : 159—449.

THE MANDIBULES OF PHAYREI'S AND FRANCOIS' LEAF MONKEYS

Pan Ruliang Peng Yanzhang Ye Zhizhang Wang Hong
(Department of Primate Biology, Kunming Institute of Zoology, Academia Sinica)

Researching on 22 adult skulls (including 15 for phayrei's leaf monkeys and 7 for francois' leaf monkeys), some aspects were shown on the mandibular dimensions btween two leaf monkeys. They are as follows:

1 Among 21 items of the mandibular dimensions, 4 of them reach the level of significant difference ($P<0.05$). They include: length of M_1 and M_2: breadth of the M2 (Those of the phayrei's leaf monkeys are bigger than that of francois' leaf monkeys) and the length of canine (Those of the francois' leaf monkeys are bigger than that of phayrei's leaf monkeys). 8 of them reach the level of more significant difference ($P<0.01$). That is: length of I_1 and I_2; breadth of condyle (Those of phayrei's leaf monkeys are bigger than that of the francois' leaf monkeys); breadth of mandibule and ramus; height of mandibule, corpus and ramus (Those of the francois' leaf monkeys are bigger than that of phyrei's leaf monekys).

2 The sequance of the mandibular molars size is $M_3>M_2>M_1$ (exception of $M_2>M_3$ in the phayrei's leaf monkeys), which still remian the sequance of the Old world Monkeys'.

3 Considering the position of masseter on the mandibule, francois' leaf monkeys have more masteating efficiency than phayreis' leaf monkys have(because the dimensions of the ramus, condylar areas and mandibular breadth, length on the remains of the francois' leaf monkeys are bigger than that of the phayrei's leaf monkeys). So we phypothesize that francois' leaf monkeys eat more fruits but phayrei's leaf monkeys eat more seeds and leaves.

Key words: Phayrei's leaf monkey, Francois' leaf monkeys, Mandibule, Functional morphology, Multivariable analysis.

（上接348页）

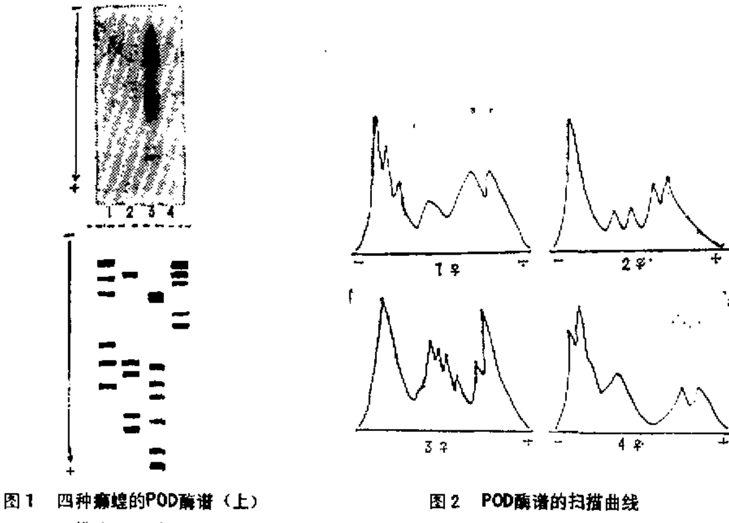


图1 四种癞蝗的POD酶谱（上）及模式图（下）

图2 POD酶谱的扫描曲线

3. 青海短鼻蝗（图1—3和图2—3）：有7条酶带，Rm在0.18～0.76之间，以第1酶带活性最强。

4. 天祝突鼻蝗（图1—4和图2—4）：共5条带，Rm在0.10～0.30之间，以第1、2酶带为主。

由上可见，POD在上述四种中存在着很大的差别，不论从酶带数目，迁移率和扫描曲线上互有不同。在所研究的样品中，不同个体的酶带基本一致，同一样品的电泳重现性较好，初步看来可以作为区分癞蝗种的指标之一，而应用于分类研究上。

讨论：POD同工酶是一类能利用H_2O_2氧化供氢体的氧化酶，普遍存在于动植物各组织中，并且是高度多型的，其功能也是多样而互异的。POD被广泛应用于植物分类上，在昆虫分类中也有过研究（如 Loxdale,1983），但对它的分类价值看法不一，从四种癞蝗的初步研究中，看来可以作为区分种的一个指标，但其应用的普遍性及在科、属水平上的差异，限于材料的局限性，还不能确定，有待今后进一步研究。

和酯酶同工酶一样，POD同工酶由于分布广泛，变异性大，故能作为低级阶元的分类指标，同时POD可按常规电泳条件进行，其染色药品价廉易得，染色速度快，灵敏度高。但另一方面，由于它的变异性大，组份复杂，较难进行深入分析。另外，POD酶带容易褪色，在最初1～2天内酶带最清晰，时间一长，即褪色不清，还需要探索更好的固定保存方法。

黄原　郑哲民
（陕西师范大学生物系）